

## Die Entwicklung des Sporogoniums von Orthotrichum.

Von **F. Vouk**, stud. phil. in Graz.

(Mit 2 Tafeln.)

Unsere Wissenschaft zählt mehrere Beobachtungen, die sich auf die Entwicklung der Laubmoosembryonen beziehen. Den ersten Platz verdienen unstreitig die Arbeiten Hofmeister's<sup>1</sup>, einerseits, weil sie die ersten auf diesem Gebiete waren, andererseits, weil sie sich über die wichtigsten Gruppen der gesammten Mooswelt erstrecken.

Den Untersuchungen Hofmeister's können nur Einzelbeobachtungen entgegengehalten werden, unter denen die im Jahre 1871 erschienene Entwicklungsgeschichte der Andreaeaceen von Kühn<sup>2</sup> den nächsten Platz einnimmt.

Wir können ferner einer Arbeit erwähnen, die N. J. C Müller<sup>3</sup> über *Ephemerum* veröffentlichte.

Fassen wir alle die Kenntnisse, die sich aus den angeführten Beobachtungen für unser Thema ergeben, zusammen, so können wir sagen: Die Anfangsstadien der Entwicklung des Sporogoniums sind uns bekannt. Wir wissen, dass die Embryonen aller Laubmoosgruppen (nach Schimper *Sphagnum* ausgenommen) nach Constituirung der zweischneidigen Scheitelzelle ihr Spitzenwachsthum durch Theilungen derselben mittelst wechselnd nach rechts und links geneigter Wände beginnen und dasselbe in gleicher Weise auch beenden; und ferner, dass vor der Streckung zahlreiche Querwände intercalar auftreten. Auch sind

---

<sup>1</sup> Vergleichende Untersuchungen etc. und zur Morphologie der Moose „im Berichte der kgl. sächs. Gesellschaft für Wissenschaften“.

<sup>2</sup> Mittheilungen aus dem Gesamtgebiete der Botanik, herausgegeben von Prof. Dr. A. Schenk und Dr. Chr. Luerssen.

<sup>3</sup> Pringsheim. Jahrb. f. r. B., 6. Bd., pag. 237.

uns die Radial- wie alle anders orientirten Wände, sowohl in ihrer Lage, als auch im gegenseitigen Zeitverhältnisse ihres Auftretens genau bekannt, ebenso weiss man, dass das typische Laubmoosporogonium im Querschnitte eine Differenzirung in die Kapselwand, den Sporensack, die sporenbildende Schichte und Columella zeigt. Von mehreren Beobachtern ist endlich die Entwicklung der Urmutterzellen der Sporen und ebenso die Entstehung dieser auf das Genaueste studirt worden.

Man bemühte sich nun, die angeführten Schichten in jedem Laubmoosporogonium aufzufinden, und da es in vielen Fällen doch Schwierigkeiten gab, so kann man sich gar nicht wundern, wenn die Behauptungen zweier Forscher, die sich dasselbe Object wählten, doch differiren. Der eine sagt (z. B. für *Archidium*): Die Species hätte eine Columella, der andere: Sie entbehre einer solchen. Da ferner die Morphologie des Sporogoniums für die systematische Stellung einer Gruppe als ein Hauptbestimmungsfactor seit jeher angesehen wurde, so wird man begreiflich finden, dass gewisse Laubmoosformen in ihrer systematischen Stellung so schwankend waren.

Dass unsere Wissenschaft auf diesem Boden so lange Zeit mit unsicherem und schwankendem Fusse wandelte, war nur darin begründet, dass man allen verschiedenen Theilungswänden, mögen sie in dieser oder jener Raumrichtung auftreten, eine gewisse Gleichwerthigkeit zuschrieb; und daher wohl alle mit der strengsten Gewissenhaftigkeit beobachtete, die Zeit des Auftretens und ihr gegenseitiges Alter genau fixirte und nicht auf die Vermuthung kam: Es könnten doch nicht alle für die morphologische Differenzirung des Sporogoniums die gleiche Bedeutung haben.

Bezüglich der horizontalen Wände kann man a priori sagen, dass sie zur Länge des Organs in Beziehung stehen, während die radialen, tangentialen und andere der Längsaxe des Organs parallelen Wände mit dem Dickenwachsthum in sehr nahe Verbindung zu bringen sind. Weil nun jede erwachsene Mooskapsel die morphologische Differenzirung in Form concentrischer Kreise im Querschnitte zeigt, so treten bei Bestimmung der morphologischen Werthigkeit der Wände wieder nur jene in den Vordergrund, welche geeignet sind zu solchen Kreisen zusammenzustos-

sen, und welche sich im optischen Längsschnitte als paarige, beiderseits der Mittellinie durch die ganze Länge des Sporogoniums parallel verlaufende (stellenweise mehr oder weniger nach aussen convex gekrümmte) Linien zu erkennen geben und das Organ in eine bestimmte Anzahl übereinander geschobener Hohleylinder zerlegen.

Auch hinsichtlich des Baues dieser Hohleylinder finden sich genaue Angaben; doch hielt man diese Ausbildung nur für Folge einer späteren Differenzirung und versuchte nicht, dieselbe auf die Scheitelzelle zu beziehen. Dass in Folge dieses Mangels der Beobachtung die Beurtheilung verschiedener Schichtencomplexe hinsichtlich ihres morphologischen Werthes und somit auch das richtige Verständniss des Sporogoniums selbst nur ungenau sein konnte, ist klar.

Die Arbeit Kühn's zeigt den Untersuchungen Hofmeister's gegenüber insofern einen Fortschritt, als er einen inneren Zellencomplex als „Grundquadrat“ bezeichnete, weil dieses „von besonderer morphologischer Bedeutung ist“; doch unterlässt er es, die Differenzirung der Kapsel in die verschiedenen Gewebe mit diesem „Grundquadrat“ in Beziehung zu bringen.

Zu Anfange dieses Studienjahres wurde ich auf diese und andere Verhältnisse durch Herrn Prof. Dr. H. Leitgeb, in dessen Institute ich auch die vorliegende Arbeit unternahm, aufmerksam gemacht. Ich begann vorerst an *Ephemerum* die Untersuchung, und da das Materiale nicht ausreichte und die Arbeit vorderhand sistirt werden musste, wurde nun *Orthotrichum* in der Absicht studirt, zu prüfen, ob die an *Ephemerum* bereits gewonnenen Resultate auch für diese Gattung Geltung hätten. Da ich zu meiner Befriedigung das gefundene Gesetz gewahrt fand und auch *Polytrichum*, welches zur genaueren Controle für die wichtigsten Deductionen beigezogen worden war, dasselbe bestätigte, fühle ich mich veranlasst, diese kleine Arbeit der Öffentlichkeit zu übergeben.

Der Embryo von *Orthotrichum* wächst mittelst einer zweischneidigen Scheitelzelle, aus der durch wechselnd nach rechts und links geneigte Wände die Segmente abgeschnitten werden. Wann sich die Scheitelzelle constituirt, kann ich nicht angeben, da ich trotz meines oftmaligen Nachsuchens auf ein geeignetes

Präparat, aus dem sich dies mit Sicherheit hätte constatiren können, nicht stossen konnte; wahrscheinlich tritt sie erst nach der Bildung der dritten Querwand auf. Bei dreizelligen Fruchtanlagen wenigstens fand sich von einer zweischneidigen Scheitelzelle noch keine Spur; die beiden Theilungswände waren genau quer gestellt.

Jedes Segment theilt sich, wie es auch Hofmeister und Kühn angeben, vorerst durch eine radiale Längswand. Der Querschnitt durch einen in diesem Entwicklungsstadium befindlichen Embryo zeigt daher die Kreuztheilung (Fig. 1 b).

Die nächste Theilung im Segmente erfolgt durch eine der Längsaxe des Embryo parallele auf einem Schenkel des Kreuzes senkrecht stehende und bogenförmig nach der Peripherie verlaufende Wand, die dort genau die Mitte des Quadrantenbogens erreicht. Als nächste Wand setzt sich an diese senkrecht eine zweite gleichnamige Wand an, die ihre Mitte mit der Mitte des zweiten Kreuzschenkels verbindet. Es wird nach diesem Theilungsgange, ähnlich wie bei *Andraea*, durch zwei Theilungsschritte in jedem Quadranten das „Grundquadrat“ (Kühn) angelegt (Fig. 1 a, 1 b, 2), welches, aus vier vierseitig-prismatischen Zellen bestehend, von acht peripherischen umschlossen wird.<sup>1</sup>

Da nun diese Wände in den übereinander liegenden Segmenten ziemlich genau aneinander stossen, so bilden sie gewissermassen einen hohleylindrischen, den Embryo der Länge nach durchsetzenden und das Grundquadrat vom peripherischen Gewebe trennenden Wandcomplex, der an selbst älteren Embryonen an Quer- wie Längsschnitten von allen ihm parallel laufenden Quer- und Längswänden durch stärkere Contouren ausgezeichnet ist. Es ist dieser hohleylindrische Wandcomplex für die Morphologie des Sporogoniums von wesentlicher Bedeutung, indem er, zwischen der sporenbildenden Schichte und dem äusseren Sporensacke verlaufend, das Sporogonium in einen fertilen inneren und einen sterilen äusseren Zellencomplex abgrenzt.

<sup>1</sup> Bei *Ephemerum* geschieht die Anlage des Grundquadrates durch der Oberfläche parallele Wände (also durch je einen Theilungsschnitt in jedem Quadranten), wie es Hofmeister auch für *Phascum* angibt.

Das Grundquadrat hat dem entsprechend die Mutterzellen der Sporen mit Einschluss aller jener Zellschichten, die innerhalb dieses Hohleylinders liegen, zu bilden und der peripherischen Partie entstammen die übrigen Gewebe: der Sporensack und die Kapselwand.

Ich brauchte den Ausdruck „fertiles Gewebe“. Es geschah dies in Hinblick auf die gleichwerthige Bedeutung desselben in den Sporogonien der Lebermoose, bei denen ja, wie bekannt, das ihm entsprechende Gewebe den sporenerzeugenden inneren Complex darstellt, und anderseits auch darum, weil selbst in der Abtheilung der Laubmoose morphologisch streng sich unterscheidende Partien, wie z. B. bei *Archidium*, innerhalb des Grundquadrates nicht immer vorhanden sind.

Die weitere Entwicklung beginnt nach der Bildung des Grundquadrates zunächst im peripherischen, sterilen Theile. Es tritt in den (im Querschnitte) acht Zellen eine zur Längsaxe und Oberfläche des Organs parallele Tangentialwand auf. Sie theilt den sterilen Theil wieder in zwei übereinander geschobene Hohleylinder. In dem jetzt äusseren vermehrt sich die Zahl seiner Zellen durch genau radiale Wände bald auf das Doppelte (Fig. 1 *b*). Längsschnitte (Fig. 1 *a* u. 2) führen uns das Erscheinen der Querwände vor. Sie beginnen immer im äussersten Hohleylinder, durchsetzen aber bald den ganzen sterilen Theil, so dass seine Zellen halbkürzer sind, wie jene des fertilen. Darauf folgt (Fig. 1 *a*) im äussersten Hohleylinder eine neue Längswand, welcher sich nach selbem Gesetze radiale und horizontale Wände anschliessen. Dies wiederholt sich, bis die normale Dicke des sterilen Theiles erreicht wird (Fig. 2, 3 *a*, 3 *b*, 3 *c*).

Die beiden ersten Längswände schliessen eine, im optischen Längs- wie Querschnitte deutlich aus dem anstossenden Gewebe sich abhebende Zellschicht ein, die sich im ersten Falle als ein beiderseits der Mittellinie verlaufender, an das fertile Gewebe aussen anliegender Zellenzug (Fig. 2) und im Querschnitte als ein Kreis von Zellen (Fig. 3 *c*) darstellt, in der That also ein sackartiger Hohleylinder ist und ausnahmslos die Anlage des äusseren Sporensackes bildet, der also schon durch die ersten Theilungen im sterilen Theile differenzirt erscheint.

Der Sporensack gliedert sich durch Querwände, die mit denen des übrigen sterilen Theiles im Allgemeinen zusammenfallen. Seine Zellen erscheinen längere Zeit, so wie die der peripherischen Schichten, so ziemlich isodiametrisch (Fig. 2, 4). Da in ihnen aber viel früher die Bildung von Querwänden aufhört, als in denen der angrenzenden Kapselwand, so werden sie später bedeutend länger (Fig. 5). Die zahlreichen Radialwände (Fig. 3 c, 3 d) bewirken ferner, dass die Sporensackzellen in der Richtung des Radius abgeplattet werden.

Hat die Kapselwand ihre normale Dicke von vier Schichten (Fig. 4, 5) erreicht, so beobachtet man in einer Querzone ziemlich weit vom Scheitel entfernt noch lebhaftere Theilungen, es wächst dabei die Mächtigkeit derselben auf fünf oder sechs öfters noch mehr Schichten an. In diese Zeit fällt die Vorbereitung der Hohraumbildung.

Bei jener Gelegenheit vermehrt auch der Sporensack seine Dicke auf zwei Zellschichten (Fig. 3 d), von denen wieder die dem Centrum näher gelegene in zwei zerfällt, so dass der Sporensack typisch zu drei Schichten anwächst (Fig. 4, 5, 6 a, 6 b); doch kann er bei mächtig sich entwickelnden Kapseln stellenweise, vorzüglich in jener Querzone, auch vier- ja sogar fünf-schichtig werden.

Die Bildung des Hohraumes ist als eine Folge der raschen Quer- und Radialtheilungen der äussersten Kapselwandschichten aufzufassen (Fig. 3 d, 4, 5). Die daraus resultirende Wirkung der Kapselwand auf den von ihr umhüllten Cylinder ist ungefähr gleich der eines zwischen zwei Ansatzflächen eingefügten elastischen Bogens, auf den noch ein Druck auf seine convexe äussere Seitenfläche (hier durch die Calyptra) ausgeübt wird.

Die Kapselwand wölbt sich einerseits nach aussen und andererseits wirkt sie auf den inneren Cylinder spannend ein. Die unmittelbare Folge davon sind die hier erscheinenden Querwände; es wird ferner in der Höhe der Anstossflächen der Cylinder erweitert (Fig. 5) oder gar, wenn die inneren Gewebeschichten dieser Spannung entsprechend nicht gehörig angepasst sind, ein Längsriss im Gewebe gemacht. Diese Wirkungsergebnisse zeigten in der That einige der von mir untersuchten Sporogonien.

Nun bliebe noch übrig, die Differenzirung des fertilen, inneren Theiles der Kapsel entwicklungsgeschichtlich vorzuführen.

Das Grundquadrat theilt sich, vollkommen analog den jüngsten aus der Scheitelzelle abgeschnittenen Segmenten, durch eine der Längsaxe parallele Wand, die mit einer Kante an die Mitte eines Kreuzschenkels, mit der andern an die innere Mantelfläche des Sporensackes ansetzt (Fig. 3*b*) und zwar immer so, dass die Mitte des diesen Quadranten umspannenden Bogens mittelst einer schwachen Krümmung erreicht wird. Bald darauf tritt in demselben Quadranten eine zweite der Längsaxe parallele Wand auf, die die Mitte des zweiten Kreuzschenkels mit der Mitte der ersten Wand verbindet (Fig. 3*b*, 2, 3*a*). Durch Wiederholung dieses Vorganges in allen vier Quadranten bekommen wir im Grundquadrat ein zweites aus vier Zellen gebildetes Quadrat (man könnte es Columellaquadrat nennen, weil es in seiner Gesamtheit die zukünftige Columella zu bilden bestimmt ist) umschlossen von einer Anzahl peripherischer Zellen, deren Zahl im Umfange durch Radialtheilungen rasch zunimmt (Fig. 3*c*, 3*d*). Es zerfällt mithin das Grundquadrat durch diese Theilungsschritte in ein aus vier centralen Quadrantenzellen gebildetes Columellaquadrat und in eine an dieses anschliessende äussere, die eigentlich fertile Kreisschichte (Fig. 2).

Diese letztere theilt sich durch tangentiale, der Längsaxe und Mantelfläche parallele Wände und zerfällt in eine an den Sporensack anstossende Schichte von Urmutterzellen der Sporen (Fig. 3*a*, 3*c*, 3*d*), welche nach einigen Quer- (Fig. 4, 5) und so ziemlich radialen Wänden, die in Fig. 4, 5, 6*b* so charakteristische Schichte „*a*“ bilden, und eine zwischen dieser und der Columella liegende Schichte, den inneren Sporensack der Autoren.

Die Zusammengehörigkeit dieser beiden Schichten (Urmutterzellenschichte + innerer Sporensack) beweist der Umstand, dass sie, nach unten verlaufend, sich vereinigen und in der Seta wie im Fusse durch eine einzige Zellschichte, ähnlich wie beim äusseren Sporensack, repräsentirt sind.

Der innere Sporensack theilt sich durch Längswände in zwei Schichten, kann aber auch dreischichtig werden; durch der Längsaxe parallele Wände (Fig. 6*b*) und Querwände (Fig. 5)

bekommt er eine Ähnlichkeit mit den inneren Schichten des äusseren Sporensackes. Es wird dem entsprechend die Schichte der Urmutterzellen der Sporen beiderseits von einem kleinzelligen Gewebe umschlossen.

Die Zellen des Columellaquadrates zerfallen typisch durch je eine Kreuztheilung (Fig. 3c, 3d) in sechzehn Zellen, welche in der Kapsel ebensoviele Zellenreihen und in optischen Längsschnitten beiderseits der Mittellinie nur deren zwei (Fig. 5) bilden. Die Columella kann aber stellenweise (Fig. 4, 6b), was vorzüglich in jener Querzone der Fall ist, wo die Hohraumbildung eingeleitet wird, noch mächtiger werden. In der Seta und im Fusse wird sie im Querschnitte nur durch das Columellaquadrat vertreten.

Die Urmutterzellenschichte beobachtete ich in ihrer Weiterentwicklung nicht; kann doch angeben, dass sie zweischichtig wird (Fig. 6a) und sich jede der primären Zellen quer noch theilt, im Ganzen also jede solche vier Tochterzellen liefert. Welche Bedeutung diese Zellen für die entwickelte Spore haben, kann ich nicht mit Sicherheit angeben.

Den Angaben früherer Beobachter, welche behaupten: Die Theilungen des Fusses lassen auf kein Gesetz schliessen, muss ich entschieden entgegnetreten. Sein Querschnitt zeigt uns dieselben vier Schichtencomplexe wie die Kapsel, doch mit dem Unterschiede, dass die secundären Schichten in ihnen nicht zur Entwicklung kommen, sondern erst an der Kapselbasis oder im oberen Theile der Seta beginnen. Bemerken kann ich noch, dass die secundären Längswände der Kapselwand die grösste Neigung haben, ziemliche Strecken weit, drei Schichten bildend, zu verlaufen, im Fusse aber wenigstens immer auf eine einzige aufgelagert sind. Die in der Kapsel anfänglich so charakteristische Sporensackschichte weicht zwar hier nur sehr unwesentlich von anderen ab, wird doch bei einiger Übung leicht erkannt.

Sämmtliche Präparate wurden erst nach Behandlung mit Carbolsäure untersucht. Es gelang mir, mit Hilfe dieses vortrefflichen Aufhellungsmittels die Kapseln durch ihre ganze Dicke glashell zu machen, was von andern jetzt in Anwendung stehenden Reagentien nicht geleistet wird.



Das Resultat der vorliegenden Abhandlung kann in folgende Punkte<sup>1</sup> zusammengefasst werden:

1. In den aus der zweischneidigen Scheitelzelle abgeschnittenen Segmenten der Embryonen von *Orthotrichum* (*Polytrichum*) differenziren sich Innen- und Aussenzellen.
2. Die Aussenzellen sind die Anlage der Kapselwand und des äusseren Sporensackes. Die diesbezügliche Differenzirung geschieht in der Weise, dass schon durch die ersten Tangentialwände der Sporensack angelegt wird; die späteren, in centrifugaler Folge auftretend, vermehren die Schichten der Kapselwand.
3. Die Innenzellen theilen sich durch einen ähnlichen Theilungsvorgang, wie er ihnen selbst die Entstehung gab, wieder in zwei Schichtencomplexe. Der innere derselben, einen axil gelegenen aus vier Zellenreihen aufgebauten Cylinder darstellend, ist die Anlage der eigentlichen Columella der äussere, zuerst als hohlylindrische Zellschicht auftretend, zerfällt später in zwei Schichten, von denen die äussere die sporenbildende Schichte darstellt, die innere aber zum inneren Sporensacke wird.

<sup>1</sup> Die Arbeit war schon vollendet, und theilweise druckfertig, als ich von den von Kienitz-Gerloff in den Sitzungsber. der Gesellsch. naturf. Freunde vom 15. Februar 1876 über denselben Gegenstand gemachten Mittheilungen Kenntniss erhielt. Kienitz-Gerloff kam durch die Untersuchung von *Phascum* bezüglich der ersten Differenzirungen im Sporogon zu demselben Resultate. Ob *Phascum* in der weiteren Entwicklung sich von *Orthotrichum* unterscheidet, oder mit diesem auch in Anlage des Sporensackes etc. übereinstimmt, konnte ich aus dem gedrängten Auszuge jenes Vortrages nicht entnehmen.

## Erklärung der Tafeln.

Die Objecte sind von *Orthotrichum Sturmii* genommen.

Sämmtliche Figuren sind mit der *Camera lucida* und bei einer Vergrößerung von 350 entworfen, mit Ausnahme der Fig. 5 und 6a, für welche 250 genommen wurde.

### Tafel I.

- Fig. 1a. Eine Embryospitze im optischen Längsschnitt mit beginnender Deckelbildung. *ab* = die Durchschnittslinie der Segmentebene, *s* = äusserer Sporensack.
- Fig. 1b. Der Querschnitt zu 1a, *ab, cd* = Durchschnittslinien der Segment- und der darauf senkrechten Wand. *g* = Grundquadrat. *s* = Sporensack.
- Fig. 2. Oberer Theil eines Embryo im optischen Längsschnitt. Es tritt der Sporensack als zusammenhängende Schichte deutlich hervor. Gleiche Bezeichnung ist in allen Figuren gleichwerthig. *k* = Kapselwand. *f* = fertile Schichte. *q* = Zellenzug, der dem Columellaquadrat angehört.
- Fig. 3a. Ein Stück des oberen Kapseltheiles eines älteren Sporogoniums im optischen Längsschnitt. *c* = Columella. *i* = innerer Sporensack. *u* = Unmutterzellenschichte.
- Fig. 3b. Ein Quadrant aus dem in der Höhe *x'y'*, Fig. 3a, am selben Objecte geführten Querschnitte. *q* = eine Zelle des Columellaquadrates.
- Fig. 3c. Querschnitt vom selben Object in der Höhe *xy* geführt.
- Fig. 3d. Querschnitt vom selben Präparat, wie der Längsschnitt, Fig. 3a, noch tiefer geführt, als die Zeichnung in Fig. 3a reicht. Die Höhe füllt ungefähr in die Kapselbasis. Durch den Schnitt hat das Präparat gelitten, daher die Abplattung von rechts nach links.

